Craniologie und Odontologie
von
Caenotherium.

Verkürzte Fassung
der
INAUGURALDISSERTATION
zur
Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung
der Philosophischen Fakultät der Universität Basel
von

Johannes Hürzeler
aus Gretzenbach (Kt. Solothurn).

Basel, 1936
Druck von E. Birkhäuser & Cie.

Craniologie und Odontologie
von
Caenotherium.

Verkürzte Fassung
der
INAUGURALDISSERTATION
zur
Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung
der Philosophischen Fakultät der Universität Basel
von

Johannes Hürzeler
aus Gretzenbach (Kt. Solothurn).

Basel, 1936
Druck von E. Birkhäuser & Cie.

Genehmigt von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung der philosophischen Fakultät auf Antrag der Herren Dr. H. G. Stehlin und Professor A. Portmann.

Basel, den 12. Juni 1936.

A. L. Bernoulli,
Dekan.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Herrn *Johannes Hürzeler* wurde von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung der philosophischen Fakultät der Universität Basel am 15. Juni 1936 erlaubt, diese verkürzte Fassung seiner Inauguraldissertation drucken zu lassen. Die vollinhaltliche Arbeit (Dissertation) mit dem Titel: „Craniologie und Odontologie von Caenotherium" kann eingesehen oder entliehen werden:

1. im Naturhistorischen Museum in Basel;
2. in der Universitätsbibliothek Basel;
3. in der Schweizerischen Landesbibliothek in Bern.

Vorwort.

Vor einigen Jahren betraute mich Herr Dr. H. G. STEHLIN mit der Bearbeitung der reichen Caenotheriden-Materialien der osteologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums zu Basel. Die Ergebnisse werden in den „Abhandlungen der schweizerischen palaeontologischen Gesellschaft" unter dem Titel „Osteologie und Odontologie der Caenotheriden" begleitet von Textfiguren und Tafeln, vollinhaltlich veröffentlicht. Die nachfolgenden Ausführungen sind eine kurze Zusammenfassung des ersten Teils dieser Arbeit, der im Sommersemester 1936 der Math.-naturw. Abteilung der philosophischen Fakultät der Universität Basel als Dissertation mit dem Titel „Craniologie und Odontologie von Caenotherium" eingereicht wurde. Literaturangaben wurden des beschränkten Raumes halber vermieden.

Einleitung.

Die Caenotheriden sind zierliche kleine Paarhufer von der Grösse unserer kleinsten lebenden Ruminantier aus den Genera *Tragulus* und *Neotragus*. Bis jetzt sind sie nur aus dem europäischen Tertiär bekannt. Die ältesten Vertreter der Familie erscheinen unvermittelt im oberen Ludien; die jüngsten erlöschen im unteren Miocän; die Blütezeit der Familie fällt ins Oligocän.

Signalisiert wurden Vertreter der Caenotheriden erstmals 1828 von A. BRAVARD aus dem oberen Stampien der Auvergne; in der Folge wurden ihre Reste auch in der Schweiz, Süd- und Westdeutschland, Spanien, zuletzt im Vorarlberg (Österreich), ganz besonders häufig aber im Oligocän Frankreichs gefunden.

Eine eingehende Beschreibung der morphologischen und systematischen Verhältnisse der Caenotheriden fehlt. Zum Ausgangspunkt für meine Untersuchungen dienten mir die ausgezeichnet erhaltenen Materialien aus dem oberaquitanen Phryganidenkalk der Limagne (Allier), die ausnahmslos dem Genus *Caenotherium* (s. str.) angehören.

I. Gebiss.

Caenotherium hat im definitiven Gebiss den vollen Zahnbestand der eutherischen Formel: I $\frac{3}{3}$, C $\frac{1}{1}$, P $\frac{4}{4}$, M $\frac{3}{3}$. Seine Milchzahnformel lautet mit ID $\frac{3}{3}$, CD $\frac{1}{1}$, D $\frac{3}{3}$, wie bei andern Artidactylen mit unverkürzter Ersatzzahnformel. Ein D_4 kommt bekanntlich in der Artiodactylenordnung nicht vor.

Das Relief der Maxillarmolaren von *Caenotherium* besteht aus fünf scharfkantigen und halbmondförmigen Hauptbügeln, welche sich deutlich in zwei Reihen ordnen; zwei Hügel stehen in der vordern, drei in der hintern Kronenhälfte. Die Ähnlichkeit dieser Disposition mit der bei *Dichobune* bestehenden ist augenfällig. Die Übereinstimmung ist jedoch insofern nur eine zufällige, als sie keineswegs auf Homologie beruht. Während nämlich bei *Dichobune* der hintere Innenhügel ein echter Hypoconus ist, d. h. eine aus dem Schlusscingulum hervorgegangene Neubildung, die zum trigonodonten Urplan hinzutritt, haben wir es in dem topographisch entsprechenden Element von *Caenotherium* mit dem ursprünglich unpaaren Innenhügel (Protocon) des Urplans zu tun, der sich in die hintere Innenecke verschiebt, wogegen der Protoconulus erstarkt, lingualwärts rückt und zum vorderen Innenhügel der nunmehr quadrangulären Krone wird. In diesem Zusammenhange ist wichtig zu konstatieren, dass im Vorderarm des vordern Innenhügels (Protoconulus) kein Zwischenhügel auftritt und die alte Verbindung von Protocon und Protoconulus, d. h. der beiden Innenhügel, bestehen bleibt. Charakteristisch für die obern Molaren von *Caenotherium* ist ferner die starke Ausbildung der Randgipfel (Parastyle, Mesostyle und Metastyle) und das Auftreten eines Sekundärhügels im Hinterabhang des Protocon.

Die sukzessive Verschiebung von Protocon und Protoconulus, wie sie sich entwicklungsgeschichtlich vom primitivsten obereocänen Caenotheriden *(Oxacron)* zur progressivsten oberoligocänen Form *(Caenotherium)* verfolgen lässt, macht sich, in schwächerem Grade auch innerhalb der Molarreihe vom kleinen primitiveren M_1 zum grösseren und fortschrittlicheren M_3 bemerkbar.

Die oberen Praemolaren haben im wesentlichen die bei alten Artiodactylen übliche Gestalt. Dagegen weicht das

obere Vordergebiss insofern von den gewohnten Verhältnissen ab, als es aussergewöhnlich, fast nagerhaft, stark ist.

Vor P_4 folgt satt aufgeschlossen und diesen nur wenig überragend, der Canin, in dem sich noch deutlich die Struktur der Praemolaren wiederspiegelt. Geschlechtsdifferenzen sind nicht zu erkennen.

An den Canin reihen sich vorne bogenförmig anschliessend die Incisiven. In Grösse und Kronenhöhe findet von I_3 zu I_1 eine rapide Steigerung statt; der letztere überragt I_2 ungefähr ebensoviel als dieser den I_3. Auch überragt schon I_2 den Canin. Der Struktur nach nimmt sich der winzige I_3 wie eine kleinere, proclivere Wiederholung des Caninen aus. I_2 und I_1 sind etwas nach Art der Nagerzähne abgebogen.

Das hauptsächlichste Charakteristikum der Mandibularmolaren der Caenotheriden besteht darin, dass das Hypoconulid ganz auf die linguale Seite der Krone verschoben ist, so dass diese in der Innenansicht dreizackig erscheint und sich das Tal hinter dem hintern Innenhügel (Entoconid) öffnet, welcher letztere im Gegensatz zu allen andern Artiodactylen vor dem Protocon der Maxillarmolaren eingreift. Diese Einrichtung zeigt, dass sich die Caenotheriden schon früh innerhalb der Paarhufer isoliert haben müssen.

Die unteren Praemolaren weichen ebenfalls nur unwesentlich von den gewohnten Formen ab. Das mandibulare Vordergebiss besteht aus vier sehr uniformen, stark liegend eingepflanzten Zähnen, dem incisiviformen Canin und den drei schaufelförmigen Incisiven.

Milchgebiss: Der obere D_1 ist eine kleinere Wiederholung des M_1. D_2 ist ein Mittelding zwischen Molar und Praemolar, sein hinterer Talon zeigt die Differenzierung der Hinterhälfte der Molaren. Vom oberen Milchvordergebiss konnten bloss die ID_3—ID_1 in isolierten Exemplaren identifiziert werden.

Der untere D_1 ist in gewohnter Weise dreilobig, wobei jedoch der vordere Lobus im Gegensatz zu dem anderer Artiodactylen breiter ist als der mittlere. Vom mandibularen Vordergebiss liegen die CD—ID_2 in situ vor. CD ist etwas praemolariformer als sein Ersatzzahn.

Der Zahnwechsel lässt sich nicht ganz lückenlos rekonstruieren; es liegen keine Kiefer mit reiner Milchbezahnung vor. Neben D_1—D_3, P_4, CD—ID_1 ist meist auch schon der M_1 durchgebrochen. Bemerkenswert ist, dass der M_3 bereits in

einem Zeitpunkt in Funktion tritt, da auch noch der D_1 in Gebrauch steht.

Anklänge der Molarstruktur der Caenotheriden an diejenige der duplicidentaten Nager: Die Caenotheriden tragen in odontologischer Hinsicht einen ganz besonderen Stempel, der sie zu allen andern Artiodactylen in scharfen Gegensatz stellt, sowohl zu den Dichobuniden (Hyposconifera) wie zu den Euartiodactyla. Ein genaues Analogon zu ihrer aberranten Disposition der Molarhöcker besteht einzig in der isolierten Gruppe der duplicidentaten Nager, deren Maxillarmolaren wie die der Caenotheriden aus zwei durch eine Brücke verbundene Innenhügel und einem hintern Zwischenhügel besteht. Die Analogie erstreckt sich aber auch auf die Mandibularmolaren, die wie bei den Caenotheriden drei Innenhügel aufweisen. So bemerkenswert diese Analogien sind, so ist es bei der Divergenz im Praemolarengebiss, Astragalus u. a. völlig ausgeschlossen, dass irgendwelche näheren genetischen Beziehungen bestehen.

II. Schädel.

Der *Caenotherium*-Schädel stellt einen eigenen Typus dar, dessen Physiognomie hauptsächlich durch den kurzen, steilen Gesichtsschädel mit spitzer Schnauze, das starke Vordergebiss und die aussergewöhnlich grossen Bullae bedingt ist. Völlig aberrant für einen Artiodactylen ist das Zurückgreifen der Intermaxillen an die Stirnbeine. Dies steht bei *Caenotherium* offenbar — wie bei den Nagern, wo es Regel ist — mit dem starken Vordergebiss in Zusammenhang. Die langen schmalen Nasalien stehen vorne nur um ein weniges frei ab. Das faciale Maxillare überdeckt eine geräumige Ethmoidalgrube bis auf eine schmale Ethmoidalspalte, deren Bedeutung als drucklose Stelle keineswegs evident ist. Die extraorbitale Ausdehnung des Lacrymale ist mässig; der Eingang zum Canalis lacrymalis liegt in der Augenhöhle, medial vom vorderen Orbitarand. Am oberen Ende des Lacrymale kommt es im Orbitarand wie bei *Camelus*, *Alces* u. a. zur Bildung einer Incisura supralacrymalis, deren Bedeutung noch unbekannt und die weder mit dem Canalis lacrymalis noch mit dem Foramen supraorbitale zu identifizieren ist. Die Augenhöhle ist durch eine Postorbitalspange geschlossen. Es lassen sich in der Orbita folgende Foramina und Canales feststellen:

Canalis lacrymalis, Incisura supralacrymalis, Canalis supraorbitalis, Foramen ethmoidale, Canales palatini, Foramen cranioorbitale, Foramen opticum, Foramen sphenorbitale und Canalis alisphenoideus.

Die Jochbögen sind weit ausladend und kräftig; die Gehirnkapsel verhältnismässig voluminöser als bei *Dichobune* und der Sagittalkamm mässig stark entwickelt. Das sagittale Occipitalprofil differiert bei verschiedenaltrigen Schädeln im Gefolge der bedeutenden postembryonalen Metamorphose beträchtlich.

Das kleine Mastoid greift hinter dem Meatus acusticus externus der stark vergrösserten Bulla in die Incisura facialis ein und schliesst diese zum Canalis facialis. Erst hinter dem Mastoid kommt es zur Bildung eines kleinen Processus posttympanicus an den sich caudal das Occipitale anlegt, dessen Processus paroccipitalis als dünne Lamelle der Bulla anliegt und unten nur wenig frei absteht. Über die Aussenfläche der zellig unterteilten Bulla verläuft vom Canalis facialis am Hinterrand des Meatus acusticus, leicht s-förmig geschwungen, die Vagina hyoidei, deren Hinterrand unten zu einem kleinen, nur um ein weniges frei abstehenden Fortsatz (? Tympanohyale) ausgezogen ist. Die freien Glieder des Zungenbeinapparates konnten nicht identifiziert werden; möglicherweise verknöchern sie nicht oder erst sehr spät.

An der Ventralfläche des Schädels sind neben den bereits erwähnten grossen Bullae die Choanen bemerkenswert. Sie sind vorne bis auf die Mitte der M_3 in die Palatina eingeschnitten und weisen eine sehr kräftige Spina nasalis posterior für den Musculus azygos uvulae auf. Nach hinten wird der Nasenchoanengang durch die Fossa mesopterygoidea bis gegen die Bullaevorderenden verlängert. In seinem Dach wird das Praesphenoid durch die Palatina, die sich auf der Mittellinie in einer Sagittalsutur treffen, fast ganz bedeckt.

Die grossen Processus pterygoideus des Alisphenoids werden jederseits an ihrer Wurzel durch einen engen, vom Foramen ovale ausgehenden Canalis alisphenoideus der Länge nach durchbohrt. In dasselbe Foramen ovale führt ausserdem vom Vorderrand der Gelenkfläche ein Kanal, durch den jedenfalls in ähnlicher Weise, wie bei *Camelus* die Arteria meningea media in den Schädel eindrang. Das Foramen lacerum posterius ist wie bei *Camelus* dreigeteilt.

In der Tympanalgegend, die sehr eingehend studiert werden konnte, nimmt die Carotis interna einen ähnlichen

Verlauf wie bei *Tragulus*. Die Gehörknöchelchen liegen in situ vor. Ein Celluloidausguss des Labyrinthes bringt die interessante Belehrung, dass der Nervus facialis wie bei Lepus mit dem Ramus superior des Nervus vestibularis durch einen besonderen Canalis vestibulofacialis, wie ich ihn zu nennen vorschlage, in das Petrosum eindringt. Die cerebrale Fläche des Felsenbeins ist charakterisiert durch die Trennung des eben erwähnten Canalis vestibulofacialis vom Porus acusticus internus; besonders aber dadurch, dass seine obere Hälfte, wie bei den Nagern, eine tiefe Fossa subarcuata für den Flocculus cerebelli aufweist.

Das Gehirn von *Caenotherium* erinnert in seinen Umrissen und Proportionen am ehesten an dasjenige von *Lepus*. Die Bulbi olfactorii sind ziemlich gross und gut ausgegliedert. Das Verhältnis der drei Abschnitte Bulbi olfactorii, Cerbrum, Cerebellum ist in Prozenten ausgedrückt: 13,7 : 61,4 : 25,9. Die Neopalliummasse ist wie bei den Anoplotheriden einfach, parallel-sagittalgefurcht. Das Kleinhirn wird vom Grosshirn nicht überlagert. Es zeigt deutlich die Gliederung in Vermis und die beiden Hemisphaeren. An der Ventralfläche können alle zwölf Hirnnerven identifiziert werden. Die Hypophysis cerebri markiert sich am Ausguss bloss als schwache Erhebung.

Vom Nasenraum aus werden besonders weitgehend die Frontalien, in geringerem Umfange auch die Palatina und das Praesphenoid pneumatisiert. Ausserdem legt sich ein vom Ethmoid gebildeter Knochensack auf das Maxillare, mit dem er bei adulten Tieren verschmilzt. Daneben besteht eine eigentliche Oberkieferhöhle in einer queren Brücke über den P_2 und P_3. Zu dieser eigenartigen Höhle findet sich einzig bei *Hystrix* ein Analogon. Vom Ethmoid werden inklusive Nasoturbinale, fünf Ethmoturbinalia ausgebildet; ferner bestehen ein grosses Maxilloturbinale, drei Ectoturbinalia im ersten und ein Ectoturbinale im zweiten Zwischenethmoturbinalraum. Am Ausguss des Nasenraumes ist ausser den Nebenhöhlen (Sinus maxillaris usw.), dem Canalis lacrymalis auch das Jacobsonsche Organ gut zu erkennen. Der Vomer ist wie gewohnt V-förmig, verbindet sich jedoch mittels einer kleinen Zacke mit der Lamina perpendicularis des Ethmoids.

Der Unterkiefer ist sehr kräftig gebaut. Die zeitlebens offene Symphyse reicht rückwärts bis zum P_2. Der Unterrand des horizontalen Astes ist wie bei *Amphimeryx* leicht s-förmig

geschwungen. Der Winkel erinnert sehr stark an sein Homologon im Genus *Lepus*. Er ist unter dem Gelenkkopf zu einem kräftigen Processus pterygoideus mandibulae ausgezogen, der jedenfalls wie bei *Camelus* durch ein Band mit dem Meatus acusticus externus verbunden war. Die Insertionsfelder der beiden Masseteren und des Musculus pterygoideus markieren sich recht deutlich.

Curriculum vitae.

Geboren am 1. Februar 1908 in meiner Heimatgemeinde Gretzenbach (Solothurn) als Sohn des Primarlehrers Ferdinand Hürzeler und der Theresia geb. Ramel, besuchte ich, Johannes Hürzeler, die Primarschule meines Heimatortes, die Sekundarschule von Schönenwerd und die Technische Abteilung der Kantonsschule in Aarau, wo ich im Herbst 1927 die Reifeprüfung bestand. Hierauf immatrikulierte ich mich an der Math.-naturw. Abteilung der philosophischen Fakultät der Universität in Basel, wo ich die Vorlesungen und Praktika der folgenden Herren besuchte: Prof. A. Buxtorf, Prof. M. Reinhard, Prof. H. Preiswerk, Prof. H. K. Corning, Prof. E. Ludwig, Prof. F. Zschokke, Prof. G. Senn, Prof. G. Wolff, Prof. F. Speiser, Prof. A. Hagenbach, Dr. W. Hotz, Dr. J. Cadisch, Dr. R. Rutsch.

Meine Dissertation entstand unter der Leitung von Herrn Dr. H. G. Stehlin am Naturhistorischen Museum in Basel.